Vestnik zoologii, **38**(6): 47—56, 2004

УДК 597.851

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ГИБРИДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *RANA ESCULENTA* COMPLEX (AMPHIBIA, RANIDAE) СРЕДНЕГО ПРИДНЕПРОВЬЯ

О. Д. Некрасова, С. В. Межжерин, С. Ю. Морозов-Леонов

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
E-mail: mezh@svitonline.com

Получено 1 апреля 2003

Демографическая структура гибридных популяций *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) Среднего Приднепровья. Некрасова О. Д., Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. — Методом биохимического генного маркирования исследована структура гибридных популяций зеленых лягушек *Rana esculenta* complex Среднего Приднепровья, располагающихся от сплошной городской застройки до естественных ландшафтов, удаленных от Киева. Выявлено 5 генетических форм: озерная *R. ridibunda* (форма R) и прудовая *R. esculenta* (= *lessonae*) (форма L) лягушки, гибриды-аллодиплоиды *R.* kl. *esculenta* (форма E), озерные лягушки с интрогрессиями (форма Ri) и гибриды-рекомбинанты (форма Er), которые образуют 5 типов популяций (R, L, RE, LE, REL). В застроенной части Киева выявлены только популяции R-типа. Наличие формы Ri и Er доказано только для популяций R-, RE-, REL-типов, причем частота встречаемости озерных лягушек с интрогрессиями снижается от зоны сплошной застройки, где они могут составлять до 40%, до естественных ландшафтов. Обнаружено, что половая принадлежность гибридов зависит также от типа популяционной системы. В RE- и REL-популяциях гибриды — это практически всегда самцы, а в LE — это в равной степени самцы и самки. Представленные результаты доказывают существование двух альтернативных типов гибридных популяций: нестабильные популяции, структура которых поддерживается за счет постоянной гибридизации родительских видов (RE- и REL-типы) и стабильные (LE-типа), для поддержания которых необязательны скрещивания родительских видов. Эти популяции отличаются генетическими особенностями гибридов.

Ключевые слова: *Rana esculenta* complex, гибридизация, соотношение полов, структура популяций.

Demographic Structure of *Rana esculenta* (Amphibia, Ranidae) Complex Hybrid Populations from the Middle Dnieper Basin. Nekrasova O. D., Mezhzherin S. V., Morozov-Leonov S. Yu. — The structure of the green frogs hybrid populations *Rana esculenta* complex from the Middle Dnepr basin located in the gradient from the total urban to wildlife landscapes far from Kyiv was studied by the biochemical genetic marking. Five genetic forms of green frog were detected: the marsh frog *R. ridibunda* (R-form), the pool frog *R. esculenta* (= *lessonae*) (L-form), the allodiploid hybrids *R.* kl. *esculenta* (E form), the marsh frog with the introgressions (Ri form) and the recombinant hybrid (Er from), that are creating 5 population types (R, L, RE, LE, REL — types). In the total urban part of Kiev only the marsh frog populations are detected. The Ri and Er forms presence is demonstrated only for R, RE, REL population types, the frequency of the marsh frogs with introgression being decreasing from the total urban zone (up to 40%) to the wildlife landscapes. It was detected that the sexual constitution of the hybrids depends on the population system type. Hybrids in the RE and REL populations practically always are males, although in the LE ones the hybrids are the males and the females in equal proportion. The presented results demonstrates the two alternative hybrid population types existence: the unstable populations which structure is reinforced by the permanent parental species hybridization (RE and REL types) and stable ones (LE type), which reinforcement by the parental species hybridization is not obligatory. These populations are distinguished by the genetic peculiarities of the hybrids.

Key words: *Rana esculenta* complex, hybridization, sex ratio, population structure.

Введение

Комплекс западнопалеарктических зеленых лягушек *Rana esculenta* s. l., систематика которого активно разрабатывается в последние два десятилетия (Межжерин, Песков, 1992; Межжерин, 1992,

1997; Hotz, Uzzell, 1982; Tunner, Heppich, 1982; Gьnther, 1987; Hotz et al., 1987; Beerli, 1994; Beerli et al., 1994, 1996), может рассматриваться как модельный объект микроэволюционных исследований. Причина такого внимания исследователей кроется в естественной гибридизации озерной *R. ridibunda* Pall., 1771 и прудовой *Rana esculenta* L., 1758 (= *lessonae* Camerano, 1882) лягушек, приводящей к появлению гибридов аллодиплоидов или аллотриплоидов, которые не могут воспроизводиться без возвратных скрещиваний с родительскими видами, из-за чего гибридную форму одни авторы (Uzzell, Berger, 1975) называют «гибридогенетическим ассоциатом», а другие — особым таксоном — клептоном *R.* kl. *esculenta* (Gьnther et al., 1991).

В результате постоянной гибридизации родительских видов и гибридов с родительскими видами образуются более или менее устойчивые гибридные популяционные системы, классификация которых была разработана еще в 70-х гг. (Uzzell, Berger, 1975). В ее основу положен видовой состав и наличие гибридов в популяции. Исходя из этого, априорно можно выделить 7 типов популяционных систем. Это популяции родительских видов L- и R-типа, которые соответственно содержат только особей прудовых и озерных лягушек, а также гибридные популяционные системы: LE-типа, включающая в себя особей прудовых лягушек и гибридов; RE-типа, состоящая из озерных лягушек и гибридов; LER-типа, представленная двумя родительскими видами и гибридами, а также весьма редко встречающиеся популяции E-типа, в которых выявляются одни только гибриды (Berger et al., 1988; Морозов-Леонов и др., 2003). Кроме того, имеются сведения о совместном обитании негибридизирующих популяций двух видов (R—L-тип), возможность существования которого была подтверждена только единичными находками симбиотопических выборок озерной и прудовой лягушек без гибридов в Нечерноземье (Лада, 1993). Таким образом, в настоящее время в литературе имеются сведения о существовании всех 7 популяционных типов зеленых лягушек.

Тем не менее разнообразие гибридных популяций не исчерпывается видовым составом и наличием гибридов. Еще одним фактором разнообразия гибридных популяций является разнокачественность самих гибридов: их половой структуры (Цауне, 1987; Berger, 1973; Berger et al., 1988), плоидности (Berger, Roguski, 1978; Berger, Ogielska 1994; Gьnther, 1977) и способности к рекомбинации (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993, 1997; Gьnther, Hдhnel, 1976; Plцtner, Grьnwald, 1991).

Особая форма генетической рекомбинации у гибридов зеленых лягушек была установлена в популяциях Среднего Приднепровья. Ее суть заключается в наличии векторизованных интрогрессий генетического материала прудовой лягушки в геном озерной (Межжерин, Морозов-Леонов, 1994, 1997), что было названо «генной диффузией» (Межжерин, Морозов-Леонов, 1997). Причиной направленного переноса является неполная элиминация генома прудовой лягушки у гибридов на премейотических стадиях. В результате при возвратных скрещиваниях с озерной лягушкой образуются особи с интрогрессиями генетического материала прудовой (форма Ri), а при возвратных скрещиваниях с прудовой лягушкой — гибриды, но также с интрогрессиями генетического материала все той же прудовой лягушки (форма Er). И в том, и другом случае эти рекомбинантные гибридные лягушки легко определяются по электроморфам локуса Ldh—B (Межжерин, Морозов-Леонов, 1993, 1994, 1997).

Таким образом, из-за уникальной способности гибридов к ограниченной рекомбинации генетического материала гибридные популяции Среднего Приднепровья требуют тщательного анализа в градиенте антропогенного пресса, обусловленного влиянием Киевского мегаполиса. Именно с этой целью и проведено данное исследование.

Материал и методы

Основой исследования послужили 87 выборок из 83 географических популяций зеленых лягушек, в Среднем Приднепровье. Выборки представлены особями разного возраста, в общей сложности 3082 экз. Материал собирали в 6 областях Украины, а также в Гомельской обл. Беларуси в 1986—2001 гг. в водоемах и водотоках бассейна Среднего Приднепровья. Непосредственно в Киеве изучено 2002 экз., представляющих 49 популяций. Из окр. Киева (в радиусе 30 км) проанализировано 14 популяций (514 экз.), а из мест, отдаленных от Киева более чем на 30 км, — 24 выборки (526 экз.). Материал по областям распределен следующим образом: Киев и область — 77 выборок (2799 экз.), Черниговская обл. — 2 выборки, Полтавская — 1, Сумская — 1, Черкасская — 4, Житомирская — 1, Гомельская (междуречье Днепра и Сожа) — 1 выборка. Выборки взяты непосредственно из Днепра, его пойменных водоемов и притоков: Виты, Десны, Золотоношки, Ирпеня, Лыбеди, Припяти, Сейма, Стугны, Супоя, Тетерева, Трубежа, Удая.

Видовая принадлежность большинства особей определена по биохимическим генным маркерам (Ldh–B, Aat–1 и Aat–2, Es–1, Es–5, Alb).

Исследуемый регион в зависимости от степени урбанизации был разделен на 4 зоны (Некрасова, 2000, 2002): I — застроенная часть Киева, II — лесопарковая часть Киева, III — окр. Киева в радиусе до 30 км, IV — территория, относительно свободная от влияния мегаполиса и расположенная на расстоянии более чем 30 км от Киева.

Результаты

Структура гибридов. Биохимическое генное маркирование лягушек выявило наличие 5 генетических форм, а именно: генетически однородных озер-

Таблица 1. Схемы возвратных скрещиваний и генотипы потомства комплекса зеленых лягушек
Table 1. Schemes of backcrosses and progenitors genotypes *R. esculenta* complex

№	Генотипы родителей	Генотипы потомков*
1	♀ L $Ldh{-}B^{LL}$ ♂ E $Ldh{-}B^{LRf}$	E $Ldh{-}B^{66/66}$; n = 7
2	♀ L $Ldh{-}B^{LL}$ ♂ E $Ldh{-}B^{LRf}$	Er $Ldh{-}B^{LRf}$; n = 12

Примечание. L — прудовая лягушка; E — гибрид-аллодиплоид; Er — озерная лягушка с интрогрессиями генов; n — количество проанализированных потомков; * — генетическая структура потомства была подтверждена анализом локусов sAat, Alb, Es−1, Es−5.

ных (R-форма) и прудовых (L-форма) лягушек; гибридов-аллодиплоидов (E-форма), у которых по всем диагностическим локусам были фиксированы гетерозиготные генотипы; озерных лягушек с интрогрессиями генетического материала от прудовой лягушки (Ri-форма), на что указывает присутствие аллеля $Ldh{-}B^{71}$ в гомо- или гетерозиготном сочетании; гибридов с рекомбинацией генетического материала (Er). Определение принадлежности особей к последней форме устанавливалось по гомозиготному сочетанию аллеля $Ldh{-}B^{66}$, представляющего модификацию генотипа $Ldh{-}B^{64}$, свойственного прудовой лягушке.

Как уже указывалось, есть все основания считать, что особи с рекомбинантным генотипом — это возвратные гибриды. При этом особи типа Ri являются потомками скрещиваний форм R × E, а Er — потомками форм E × L. Последнее обстоятельство было подтверждено экспериментально (табл. 1). Причем, из поставленных скрещиваний со всей очевидностью следует, что появление особей с генетической рекомбинацией — это индивидуальная особенность гибридов, поскольку в первом скрещивании все потомки были строго гибридами-аллодиплоидами, а во втором — исключительно гибридами с рекомбинацией генетического материала.

Распределение видов и генетических форм в изученном регионе неравномерно (табл. 2), и определяющим фактором является урбанизация. Так, в застроенной части Киева (зона I) встречаются исключительно озерные лягушки как R, так и Ri-форм; причем частота встречаемости последних была значительной (в среднем 18,3%), хотя в застроенной части Киева нет гибридов и, следовательно, возвратной гибридизации не происходит. В лесопарковой зоне, где антропогенный пресс явно снижен, встречаются уже все 5 генетических форм. Более поло-

Таблица 2. Частота встречаемости генетических форм комплекса зеленых лягушек в Среднем Приднепровье в зонах с разной степенью урбанизации, (M ± er)%
Table 2. Frequencies distribution of genetic forms of green frogs *R. esculenta* complex in the Middle Dnipro basin across zones with different urbanization level, (M ± er)%

Зона	n	Генетическая форма				
		R	Ri	E	Er	L
I	890	81,7 ± 1,3	18,3 ± 1,3	0	0	0
II	1112	47,3 ± 1,5	10,3 ± 0,9	12,8 ± 1,0	4,6 ± 0,6	25,0 ± 1,3
III	514	77,8 ± 1,8	9,0 ± 1,3	9,3 ± 1,3	1,0 ± 0,4	2,9 ± 0,7
IV	566	27,7 ± 1,9	5,5 ± 1,0	23,0 ± 1,8	1,9 ± 0,6	41,5 ± 2,0
Всего	3082	59,5 ± 0,9	11,7 ± 0,6	10,2 ± 0,6	2,2 ± 0,3	16,4 ± 0,7

Примечание. n — количество исследованных особей; R — озерные лягушки (*R. ridibunda*), Ri — озерные лягушки с интрогрессиями генов; E — гибриды-аллодиплоиды (*R.* kl. *esculenta*); Er — гибриды с рекомбинациями; L — прудовые лягушки (*R. esculenta* s. str. (= lessonae); I — застроенная часть Киева; II — лесопарковая зона Киева; III — зона в радиусе 30 км от Киева; IV — свыше 30 км от Киева.

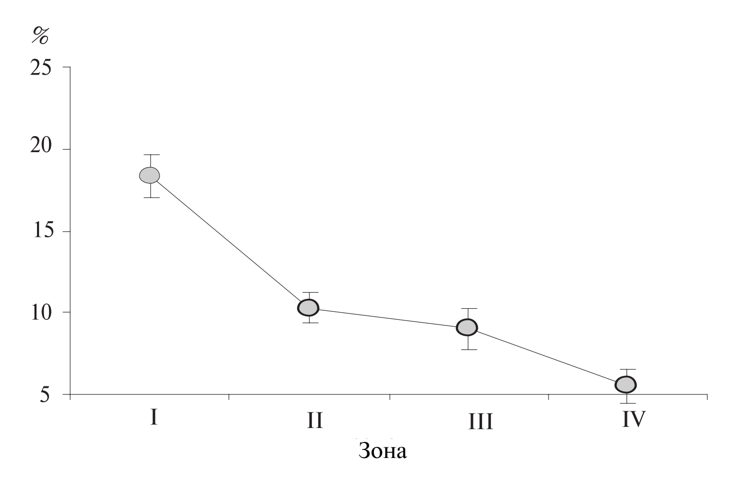


Рис. 1. Частота встречаемости особей озерных лягушек с интрогрессиями (форма Ri) в зонах с разной степенью урбанизации.

Fig. 1. Frequency of occurrence of marsh frog specimens (Ri-form) with gene introgressions acros zones with fifferent level of urbanization.

вины особей (57,6%) составляют озерные лягушки, причем интрогрессанты, как и в застроенной части Киева, составляют пятую часть по отношению ко всем озерным лягушкам. На гибридные E- и Er-формы приходится около 17,4% особей, а доля прудовых лягушек (L-форма) составляет 25%. В 30-километровой зоне вокруг Киева, которая включает в себя территории агроценозов и населенные пункты, популяции лягушек сосредоточены в основном в небольших изолированных водоемах, где также доминируют озерные лягушки. На их долю в общей сложности, включая и форму Ri, приходится 86,8% особей. Гибриды здесь составляют 10,3%, а прудовые лягушки — только 3%. В популяциях из мест, отдаленных от Киева более чем на 30 км, где еще сохранились нетронутые ландшафты, ситуация меняется на противоположную: относительное большинство составляют прудовые лягушки (41,5%). Здесь также достаточно широко представлены гибриды (24,9%), и на долю этих двух форм приходится в общей сложности две трети всех изученных особей (табл. 2). По мере отдаления от застроенной части Киева постепенно снижается число озерных лягушек с интрогрессиями генетического материала: от 18,3% в застроенной части Киева до 7,4% в отдаленных от Киева ландшафтах (рис. 1).

Характерной особенностью зеленых лягушек Среднего Приднепровья является привязанность озерных лягушек к Правобережью, где они явно доминируют (табл. 3), тогда как на Левобережье относительное большинство составляют прудовые лягушки, где на их долю приходится две трети.

Структура гибридных популяций. Из 87 исследованных популяций 37 оказались гибридными (табл. 4). При этом RE-популяции составили 18%, REL — 14,1% и LE — 12%. В регионе не обнаружены популяции, полностью состоящие из

Таблица 3. Частота встречаемости генетических форм зеленых лягушек *R. esculenta* complex в Среднем Приднепровье на левом и правом берегу Днепра (за исключением Киева), (M ± er)%

Table 3. Frequencies of occurrence of green frog genetic forms *R. esculenta* complex on the Leftbank and Rightbank of Dnipro (except Kyiv populations), (M ± er)%

Регион	n	Генетическая форма				
		R	Ri	E	Er	L
Правобережье	2600	51,5 ± 0,9	9,6 ± 0,6	12,3 ± 0,6	3,5 ± 0,4	23,0 ± 0,3
Левобережье	461	26,9 ± 2,0	7,8 ± 1,2	23,0 ± 2,0	4,3 ± 0,9	38,0 ± 2,2

Примечание. n — количество исследованных особей.

Таблица 4. Частота встречаемости популяционных систем зеленых лягушек *Rana esculenta* complex разного типа в зонах с разной степенью урбанизации, (M ± er)%

Table 4. Frequency of occurrence of five populations systems of green frogs *Rana esculenta* complex in zones with different level of urbanization, (M ± er)%

Зона	n	Тип системы популяции				
		R	RE	LER	LE	L
I	25	100	0	0	0	0
II	19	31,6 ± 10,6	36,7 ± 11,0	21,1 ± 9,4	5,3 ± 5,1	5,3 ± 5,1
III	14	57,1 ± 13,2	21,4 ± 10,9	14,3 ± 9,4	7,2 ± 6,9	0
IV	25	16,0 ± 7,3	20,0 ± 8,0	24,0 ± 8,5	32,0 ± 9,4	8,0 ± 5,4
Всего	83	53,1 ± 5,5	17,2 ± 4,1	14,1 ± 3,8	12,0 ± 3,6	3,6 ± 2,0

Примечание. n — количество исследованных популяций.

Таблица 5. Частота встречаемости популяционных типов зеленых лягушек *Rana esculenta* complex разного типа на Право- и Левобережье (за исключением популяций Киева), (M ± er)%

Table 5. Frequencies of occurence of green frog *Rana esculenta* complex populations types on the Leftbank and Rightbank of Dnipro (except Kyiv populations), (M ± er)%

Регион	n	Тип популяции				
		R	R–E	L–E–R	L–E	L
Правобережье	49	49,0 ± 7,1	20,4 ± 5,8	16,3 ± 5,3	12,2 ± 4,7	2,1 ± 2,0
Левобережье	29	37,9 ± 9,0	17,2 ± 7,0	10,3 ± 5,6	27,6 ± 8,3	6,9 ± 4,7

Примечание. n — количество исследованных выборок.

гибридов (E-тип), а также совместные поселения родительских видов без гибридов (RL-тип). Больше половины (51,8%) выборок представляли популяции озерных лягушек (R-тип) и меньше всего (3,6%) отмечено прудовых (L-тип).

Как и следовало ожидать, гибридные популяции разного типа встречаются по региону неравномерно, и их распределение связано прежде всего с типом ландшафта и степенью антропогенного пресса. Так, в застроенной части Киева гибридные популяции не встречались вообще (табл. 4). В лесопарковой зоне Киева отмечены все 5 типов при доминировании R- и RE-популяций, доля которых здесь составляет 68,3%. Популяции LE- и L-типа тут редки, и их частота едва превышают 5%. В III зоне также явно доминируют сообщества R- и RE-типов (78,5%), а вот за ее пределами (на расстоянии более 30 км от Киева) явно чаще других встречаются альтернативные им LE- и L- популяции (40%).

Различия в структуре гибридных популяций наблюдаются и при сравнении Левобережья и Правобережья. На левом (более низком) берегу явно чаще встречаются популяции L- и LE-типов, и их суммарная частота здесь составляет (34,4 ± 8,8)%, тогда как на правом — на их долю приходится всего (14,3 ± 2,5)% (табл. 5).

Структура популяций во времени. Мониторинговые исследования гибридных популяций конкретных водоемов, проводившиеся на протяжении 15-летнего периода, позволяют оценить общие тенденции изменения их структуры во времени. Так, гибридная популяция зеленых лягушек в водоемах вокруг массива «Новобеличи» представляет собой систему полуизолированных субпопуляций, в которых, как показало переопределение музейных сборов ННПМ НАНУ за 1982 г. (колл. В. Н. Пескова), доминировали прудовые лягушки — 98% (рис. 2). Однако, уже начиная со второй половины 80-х гг., доля особей этого вида резко снизилась и составляла в зависимости от года и сезона 50–75%. Одновременно с этим увеличилась доля гибридов (10–18%) и стала ощутимой представленность в популяции озерной лягушки (5–10%). То есть только за 10 лет население лягушек окр. Новобеличей из практически однородной популя-

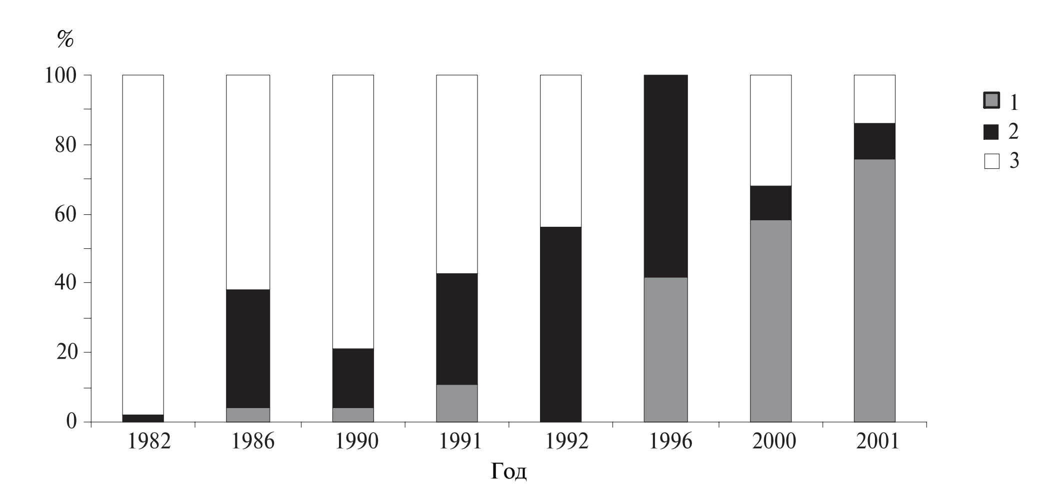


Рис. 2. Динамика соотношения основных генетических форм зеленых лягушек в популяции Новобеличи (II зона) в течение 20 лет: 1 — *R. ridibunda*; 2 — *R.* kl. *esculenta*; 3 — *R. esculenta* (= *lessonae*).

Fig. 2. Dynamics of proportion of the main genetic forms in Novobelitchi population (II zone) during 20 years period: 1 — *R. ridibunda*; 2 — *R.* kl. *esculenta*; 3 — *R. esculenta* (= *lessonae*).

ции прудовых лягушек превратилось в гибридную LER-типа. В дальнейшем на протяжении 90-х гг. численность озерных лягушек продолжала увеличиваться, а это привело к тому, что в выборке 2001 г. *R. ridibunda* уже составила почти 65%, тогда как доля прудовых сократилась до 10%.

Аналогичная тенденция выявлена и в гибридной популяции урочища Феофания, которая, как и популяция Новобеличей, входит в лесопарковую зону Киева. Если в выборке 1986 г. гибриды здесь составляли (84,5 ± 7)%, то за 15 лет их доля снизилась до (26,0 ± 6,8)%, а прудовые лягушки, изредка там встречавшиеся, исчезли вообще. Таким образом, в пределах городской черты имеет место четкая тенденция нарастания численности озерных лягушек и уменьшения численности гибридов и прудовых.

В противоположность городским популяциям, в отдаленных от Киева местах, где антропогенный пресс снижен и сукцессии протекают без вмешательства человека, происходит обратный процесс. Так, в 1986 г. в период интенсивного ведения рыбного хозяйства в прудах бывшего Немешаевского совхозтехникума встречались практически одни озерные лягушки, гибриды составляли только (4,5 ± 2,6)%, а прудовые лягушки не отмечались вообще; в 2001 г. после прекращения рыбохозяйственного использования водоемов и последующего их зарастания доля гибридов резко возросла — (20,5 ± 6%) и здесь появились даже прудовые лягушки (6,8%). Таким образом, доминирование озерных лягушек в Киеве и его ближайших окрестностях связано с сильным антропогенным прессом, который не оказывает заметного влияния на выживаемость озерных лягушек, постоянно обитающих в воде, и вместе с тем крайне неблагоприятен для прудовых лягушек и гибридов, зимующих и частично обитающих на суше.

П о л о в а я с т р у к т у р а. Соотношение полов у особей двух родительских видов близко к единице, а у гибридов зависит от того, к популяции какого типа они принадлежат. Так, в гибридных популяционных системах, где встречаются озерные лягушки (RE- и REL-типов) около 90% всех гибридов — самцы, а в системах LE-типа соотношение полов, как и у родительских видов, — равновесное (рис. 3). Именно поэтому среди гибридов II и III зон, характеризующихся сильным антропогенным прессом и где главным образом встречаются RE- и REL-популяции, практически отсутствуют самки, на долю которых в среднем приходится около 3,8%. В то же время в IV зоне доля самцов среди гибридов даже несколько меньше, чем самок (табл. 7).

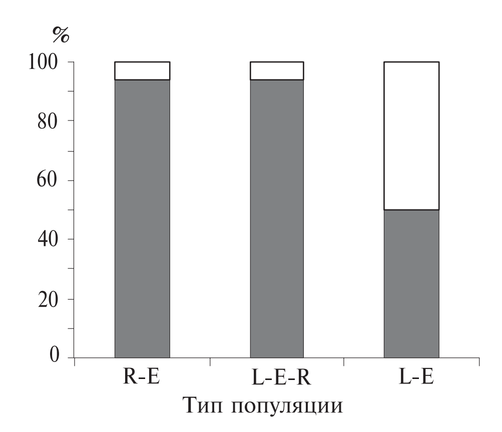


Рис. 3. Соотношение доли самок (белое заполнение) и самцов (серое заполнение) среди гибридов в гибридных популяционных системах разного типа.

Fig. 3. Female (white color) /male (grey color) ratio (%) in hybrids of different green frogs population types.

Таблица 6. Частота встречаемости самцов пяти генетических форм в зонах с разной степенью урбанизации, (M ± er)%

Table 6. Part of males of five genetic forms of green frogs across zones with different levels of urbanization, (M ± er)%

Форма	Зона			
	I (n = 890)	II (n = 1112)	III (n = 514)	IV (n = 566)
R	57,3 ± 3,7	38,8 ± 3,6	53,8 ± 3,7	48,3 ± 3,7
Ri	48,0 ± 8,1	37,5 ± 7,9	51,7 ± 8,1	62,5 ± 7,9
E	0	100	92,5 ± 3,2	48,7 ± 6,1
Er	0	0	100	66,7 ± 11,0
L	0	50,5 ± 5,1	—	48,8 ± 5,0

Примечание. n — количество исследованных особей.

Обсуждение

Закономерности распределения форм и популяций зеленых лягушек. Украинская лесостепь, являющаяся зоной интерградации ареалов озерной и прудовой лягушек, идеально подходит для изучения географических аспектов их гибридизации, которая здесь происходит везде, где эти виды совместно обитают. Об этом свидетельствует прежде всего отсутствие общих поселений родительских видов без гибридов (популяций RL-типа), и это несмотря на то что озерная и прудовая лягушки — экологически альтернативные виды. Так, если озерная лягушка в Среднем Приднепровье явно тяготеет к водотокам и крупным водоемам, то идеальными местом существования для прудовой являются пересыхающие летом лесные водоемы и болота. Разные биотопические предпочтения и определяют неодинаковую устойчивость двух видов лягушек к антропогенному прессу и, в конечном счете, определяют два вектора, формирующих закономерности пространственного распределения зеленых лягушек в Среднем Приднепровье.

Первый вектор связан с экспансией озерных лягушек в открытые искусственные водоемы на территориях со значительным антропогенным прессом, из которых почти сразу же элиминируются прудовые лягушки. Это вызвано тем, что в отличие от озерных лягушек, зимующих в воде, прудовая и гибриды проводят зиму на суше, где пресс урбанизации проявляется особенно сильно, а потому этим двум формам не остается ничего иного, как покинуть застроенные территории, где им негде укрыться на зиму. Более того, городские пруды в какой

то степени даже более благоприятны для жизни озерных лягушек, чем естественные водоемы, располагающиеся в окр. Киева. Это вызвано тем, что из-за более мягкой зимы и сброса подогретой воды в условиях города ледостав не столь продолжителен, как в водоемах естественного ландшафта, а значит, заморы в городе являются событием более редким. Хотя, как показывают наши наблюдения, и в водоемах Киева случаи массовой смертности лягушек во время зимовки происходят регулярно.

Таким образом, способность озерных лягушек осваивать искусственные водоемы стала фактором, определившим экспансию этого вида по Правобережью, и прежде всего в местах с сильным антропогенным прессом (в особенности в I—III зонах). В результате *R. ridibunda* доминирует на всей приднепровской правобережной Лесостепи (Киевская и Черкасская области) вплоть до условной линии Бородянка—Фастов, за пределами которой, как и на левом берегу, уже преобладают популяции прудовой лягушки.

Второй вектор формирования населения зеленых лягушек Среднего Приднепровья связан с восстановлением прудовой лягушкой своего прежнего ареала, поскольку северная Лесостепь Украины, судя по всему, является местом исторического доминирования этого вида, который в местах сильного антропогенного пресса был «потеснен» озерной лягушкой. В настоящее время *R. esculenta* (= *lessonae*) доминирует по всему Левобережью, где в основном встречаются L- и LE-популяции, а также на севере и западе Среднего Приднепровья. Так, в 20—30 км западнее Фастова на юге Житомирской обл. в большинстве прудов озерные лягушки встречаются крайне редко. Исключения составляют только русла крупных рек, в частности Десны, Днепра, Припяти и Сожа, на берегах которых явно преобладают озерные лягушки. Необходимо подчеркнуть, что зона доминирования прудовых лягушек на левом берегу Днепра простирается далеко на юг вплоть до севера степной зоны, тогда как на той же широте на Правобережье (юг Киевской и север Черкасской областей) представители этого вида практически не встречаются, а гибриды очень немногочисленны. И в данном случае причиной такого проникновения на юг прудовых лягушек — вида, явно тяготеющего к лесным болотистым ландшафтам, вероятнее всего, континентальный климат продолжительные ледоставы, при которых зимующие в воде озерные лягушки просто вымирают. Именно это обстоятельство не позволяет особям этого вида постоянно заселить водоемы этого региона, хотя здесь достаточно высокая доля гибридов.

Разнокачественность и проблемы классификация гибридных популяций. Априорно, основываясь на особенностях размножения гибридов, гибридные популяции зеленых лягушек можно разбить на две группы: нестабильные и стабильные. К нестабильным в Среднем Приднепровье следует отнести популяции RE- и REL-типов, которые без постоянной иммиграции прудовых лягушек и соответствующих скрещиваний с озерной рано или поздно должны превратиться в популяции R-типа и об их бывшей гибридной природе будет только напоминать присутствие интрогрессированных в геном озерной лягушки ядерных генов. Такие направленные изменения в структуре RE- и REL-популяций вызваны элиминацией генома прудовой лягушки у гибридов, в результате чего в возвратных скрещиваниях с озерной лягушкой потомство будет полностью состоять из озерных лягушек, которые из поколения в поколение будут накапливаться в популяциях.

Альтернативные популяции LE-типа можно назвать стабильными, поскольку при возвратных скрещиваниях будут вновь образовываться гибриды, и таким образом структура популяции будет сохраняться достаточно долго без иммиграций озерных лягушек. Однако при скрещиваниях гибридов друг с другом потомство будет нежизнеспособным, а это значит, что элиминация гибридов из популяций будет происходить и в этом случае, хотя явно более медленными темпами.

Таблица 7. Частота встречаемости рекомбинантных особей зеленых лягушек *R. esculenta* complex в популяциях разного типа, (M ± er)%

Table 7. Frequency of occurrence of recombinative specimens of green frogs *R. esculenta* complex in different population types, (M ± er)%

Тип	n	MRi	MEr
R	1003	14,0 ± 1,1	—
R–E	220	12,0 ± 2,2	5,0 ± 1,4
L–E–R	318	4,1 ± 1,1	5,0 ± 1,2
L–E	159	—	0
L	77	—	0

Примечание. MRi — доля озерных лягушек с интрогрессиями генетического материала; MEr — частота гибридов с рекомбинациями; n — количество исследованных особей.

Альтернативность популяций этих двух типов подтверждается и разнокачественностью гибридов, образующихся в стабильных и нестабильных популяциях. Как уже отмечалось, в изученном регионе гибриды RE- и REL-популяций — это почти всегда самцы, а в популяциях LE-типа — поровну самцы и самки. Кроме того, особи с рекомбинациями генетического материала обнаружены в нестабильных RE- и REL-популяциях, тогда как в стабильных LE-популяциях особи Er- и Ri-форм отсутствовали (табл. 7). Таким образом, эти факты прямо указывают на генетические различия гибридов в популяциях разного типа.

Бергер Л. Является ли прудовая лягушка Rana esculenta complex обыкновенным гибридом? // Экология. — 1976. — № 2. — С. 37–43.

Лада Г. А. Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — СПб, 1993. — 22 с.

Межжерин С. В. Новый вид зеленых лягушек Rana terentievi sp. n. (Amphibia, Ranidae) из южного Таджикистана // Докл. АН Украины. — 1992. — № 5. — С. 150–153.

Межжерин С. В. Генетическая дифференциация и видовая принадлежность озерной лягушки Rana ridibunda Pall., 1771 s. lato (Amphibia, Ranidae) Восточного Казахстана // Зоол. журн. — 1997. — **76**, № 8. — С. 933–939.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Аберрантные фенотипы локуса Ldh–B в гибридных популяциях Rana esculenta complex (Amphibia, Ranidae) // Докл. РАН. — 1992. — **324**, № 6. — С. 1314–1317.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Популяционно-генетический анализ структуры гибридных популяций Rana esculenta complex // Цитология и генетика. — 1993. — **27**, № 2. — С. 63–68.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетическая нестабильность при наследовании электрофоретических вариантов, кодируемых локусом Ldh–B, в гибридных скрещиваниях представителей Rana esculenta complex (Amphibia, Ranidae) // Докл. РАН. — 1994. — **339**, № 1. — С. 140–141.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Диффузии генов в гибридных популяциях зеленых лягушек Rana esculenta L., 1758 complex (Amphibia, Ranidae) Приднепровья // Генетика. — 1997. — **33**, № 3. — С. 358–364.

Межжерин С. В., Песков В. Н. Аллозимная изменчивость озерной лягушки Rana ridibunda Pall. // Цитология и генетика. — 1992. — **26**, № 1. — С. 43–48.

Морозов-Леонов С. Ю., Межжерин С. В., Куртяк Ф. Ф. Генетическая структура однополых гибридных популяций лягушек Rana esculenta complex в равнинном Закарпатье // Цитология и генетика. — 2003. — **37**, № 1. — С. 43–47.

Некрасова О. Д. Некоторые особенности распределения батрахофауны Киева // Фальцфейновські читання. — Херсон, 2000. — С. 136–138.

Некрасова О. Д. Структура популяцій і гібридизація зелених жаб Rana esculenta complex урбанізованих територій Середнього Придніпров'я : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2002. — 19 с.

Цауне И. А. Систематика и распространение гибридогенного комплекса Rana esculenta на территории Латвийской ССР // Автореф. дис. ... канд. биол наук. — Л., 1987. — 15 с.

Beerli P. Genetic isolation and calibration an average protein clock in western Palearctic water frogs of the Aegian region : Inagural-Dissertation. — Zurich, 1994. — 92 p.

Beerli P., Hotz H., Tunner H. G. et al. Two new water frog species from the Aegean islands Crete and Karpathos (Amphibia, Salientia, Ranidae) // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. — 1994. — **470**. — P. 1–9.

Beerli P., Hotz H., Uzzell T. Geologically dated sea barriers calibrate a protein clock for Aegean water frogs // Evolution. — 1996. — **50**, N 4. — P. 1676–1687.

Berger L. Sexual maturity of males within forms of Rana esculenta complex // Zool. Poloniae — 1973. — **22**, N 3. — P. 177–188.

Berger L., Roguski H., Uzzell T. Triploid F2 progeny of water frogs (Rana esculenta complex) // Folia biol. — 1978. — **26**, N 3. — P. 135–152.

Berger L., Roguski H. Ploidy of progeny from diferent egg size classes of Rana esculenta L. // Folia biol. — 1978. — **26**, N 4. — P. 231–148.

Berger L., Uzzell T., Hotz H. Sex determination and sex ratios in Western Palearctic water frogs: XX and XY female hybrids in the Pannonian Basin // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. — 1988. — **140**, N 1 — P. 220–239.

Berger L., Ogielska M. Spontaneous haploid-triploid mosaicism in the progeny of a Rana kl. esculenta female and Rana lessonae males // Amphibia–Reptilia. — 1994. — **15**. — P. 143–152.

Gьnther R. Neue Daten zur Verbreitung und Цkologie der Grьnfrцsche (Anura, Ranidae) in der DDR // Mitt. Zool. Mus. Berl. — 1974. — 50, N 2. — S. 287–298.

Gьnther R. Die Erythrozytengrosse als Kriterium zur Unterscheidung diploider und triploider Teichfrosche, Rana “esculenta” L. (Anura) // Biol. Zentralblatt. — 1977. — **96**, N 4. — S. 457–466.

Gьnther R. Nomenklatur und trivialnamen der Europaischen wasserfrosche (Anura, Ranidae) // Jb. Feldherp. — 1987. — **1**. — S. 99–113.

Gьnther R., Hahnel S. Studies on gene flow between Rana ridibunda and Rana lessonae as well as on recombination in the hybrid Rana “esculenta” (Anura/ Ranidae) // Zool. Anz. — 1976. — **197**, N 1–2. — P. 23–38.

Gьnther R., Uzzell T., Berger L. Inheritance patterns in triploid Rana “esculenta” // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1979. — **55**, H. 1. — S. 35–57.

Gьnther R., Plцtner J., Tetzlaff I. Zu einigen Merkmalen der Wasserfrosche (*Rana* synkl. esculenta) des Donau-Deltas // Salamandra. — 1991. — **27**, N 4. — S. 246–265.

Hotz H., Uzzell T. Biochemically detected sympatry of two water frog species: two different cases in the Adriatic Balkans (Amphibia, Ranidae) // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. — 1982. — **134**. — P. 50–79.

Hotz H., Uzzell T., Gunther R. et al. Rana shqiperica, a new European water frog species from the Adriatic Balkans (Amphibia, Salientia, Ranidae) // Notulae Naturae. — 1987. — **468**. — P. 1–3.

Plцtner J., Grunwald C. A mathematical model of the structure and the dynamics of Rana ridibunda/esculenta-??-populations (Anura, Ranidae) // Z. zool. Syst. Evolut-forsch. — 1991. — **29**. — P. 201–207.

Spolsky C., Uzzell Th. Evolutionary history of the hybridogenetic hybrid frog Rana esculenta as deduced from mtDNA analyses // Mol. Biol. Evol. — 1986. — **3**, N 1. — P. 44–56.

Tunner H. G. Die klonale Struktur einer Wasserfroschpopulation // Zeitsch. Zool. Syst. Evol. — 1974. — **12**, N 4. — S. 309–314.

Tunner H. G. The inheritance of morphology and electrophoretic markers from homotypic crosses of the hybridogenetic Rana esculenta // Mitt. Zool. Mus. Berlin. — 1979. — **55**, H. 1. — S. 89–109.

Tunner H. G., Heppich S. A. A genetic analysis of water frog from Greece: evidence for the existance of a cryptic species // Z. zool. Syst. Evolut-forsch. — 1982. — **20**, N 3. — P. 209–223.

Uzzell Th., Berger L. Electrophoretic phenotypes of Rana ridibunda and Rana lessonae and their hybridogenetic associate, Rana esculenta // Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. — 1975. — **127**. — P. 13–24.